IV. Originalarbeiten.

1.) Exotypus-Studien an Säugetieren I.

Zur Definition der systematischen Kategorie Aberration oder Exotypus.

Von ADOLF REMANE (Kiel).

Mit 2 Abbildungen.

In der Säugetiersystematik steht wie in allen den Zweigen der Systematik, in denen Neuauffindung von Arten zu den Seltenheiten gehört, die geographische Rasse im Mittelpunkt des Interesses. Eine andere, neben dieser stehende Unterkategorie des Artbegriffes (Aberration oder Exotypus), wurde lange Zeit nur wenig beachtet, hatte nur Raritätenwert oder wurde wegen der oft abweichenden Gestaltung ihrer Individuen als diagnosenstörende Unbequemlichkeit empfunden. Noch ELLIOT schreibt von den vielen Farbaberrationen des Gibbons, daß sie „not worthy of any serious scientific consideration" seien.

Die Mutationstheorie von de VRIES, nach der gerade diese Kategorie der offensichtlichste Zeuge der Artumwandlung sein sollte und die auffallende Übereinstimmung, die die Vererbungsforschung zwischen ihren Mutationen und den Aberrationen der Systematiker aufzeigte, brachten die Wandlung und heute erscheint uns der eben zitierte Ausspruch ELLIOT's unbegreiflich.

Ich habe die Absicht, eine Reihe spezieller Exotypenstudien an Säugetieren zu veröffentlichen, in ähnlicher Weise wie es E. STRESEMANN in seinen Mutationsstudien an Vögeln getan hat. Zuvor möchte ich aber versuchen, die Kategorie der Aberration oder des Exotypus begrifflich möglichst klar zu definieren und die Methoden der Untersuchung darzulegen.

Zieht man die Literatur für diese Frage zu Rate, so findet man ein Chaos von Meinungen. Dafür einige Beispiele.

A. SEMENOV-TIAN-SHANSKY (1910), dessen System der Unterkategorien

der Art von einer großen Zahl von Entomologen als maßgebend betrachtet wird, gibt folgende: „objektiven Kriterien" der Aberration.

1 Die Anwesenheit eines oder mehrerer unwesentlicher (meist die Färbung, seltener die Sculptur betreffender) Kennzeichen, zuweilen aber auch äußerst scharf ausgeprägter Struktur-Merkmale, welche bei den verschiedenen Individuen sogar aus der Nachkommenschaft eines Weibchens ungleich entwickelt sind; folglich tritt bei den einzelnen Individuen und ganzen Reihen von Generationen die völlige Unbeständigkeit dieser Merkmale zu Tage.

2. Das Fehlen einer direkten Erblichkeit in dem Auftreten dieser Kennzeichen unter natürlichen Bedingungen, wobei solche Eigentümlichkeiten oft durch zufällige Einwirkungen auf einen Teil oder auf vereinzelte Individuen der gegebenen Nachkommenschaft während der verschiedenen Entwicklungsstadien (wie bei den Insekten das Ei, die Larve und die Nymphe) bedingt werden.

3 Die Unabhängigkeit oder die schwache Abhängigkeit derselben von den geographischen Bedingungen, da sich die Aberrationen zu derselben Zeit und an demselben Ort wie die typische Form der Art, Rasse oder Morphe beobachten lassen.

Also SEMENOV versteht „unwesentliche (!!)" nicht erbliche, und nicht geographische Abweichungen unter Aberrationen, führt aber seltsamerweise Beispiele an, die fast ausschließlich nicht in seine Definition zu passen scheinen.

FEDERLEY dagegen sieht als Aberrationen überaus seltene Genkombinationen an, also erbliche Formen!

KLEINSCHMIDT (1926) schließlich stellt die Aberration als engere Unterkategorie zur Spielart. Er schreibt: „Tritt sie (die Spielart) einzeln oder selten auf und entfernt sie sich gleichsam sprungweise von der häufigeren Spielart, so reden manche von einer A b e r r a t i o n oder einer Mutante". Unglücklicher- und unnötigerweise kompliziert Kleinschmidt noch durch Einführung von so subjektiven Wertungen wie „Normal" „Degeneration" in die Systematik die Sachlage. „Wenn man solche Fehlbildungen (albinistische Raben auf den Faröern und melanistische Mönchsgrasmücken auf Madeira!!) als Aberrationen bezeichnet, darf das Wort Aberration nicht mehr für Normalbildungen gebraucht werden"[1]. KLEINSCHMIDT faßt also seltenes Auftreten, sprungweises Abweichen und Krankhaftigkeit als Merkmale der Aberration auf. Auf Erblichkeit oder Nichterblichkeit scheint dieser Autor — im Gegensatz zur Definition der Rasse — kein Gewicht zu legen.

Noch komplizierter wird das Bild, wenn man nicht nur die bisherigen Definitionen der Aberration durchsieht, sondern noch die Kategorieen der Mutation, Mutante, Spielart, Singularvariation heranzieht, die mit dem Begriff Aberration ganz oder großenteils synonym sind[2]).

Vergleicht man aber die vielen Auffassungen, so lassen sich folgende wesentlichen Punkte als Kriterium der Aberration-Exotypus erkennen:

1. Ein Gegensatz zur geographischen Rasse. Die Aberration soll gar nicht oder nur unbedeutend geographisch variieren.

2. Die Aberration soll nur selten und einzeln unter der Stammart auftreten.

3. Die Aberration soll meist deutlich durch eine „morphologische Lücke“ von der Stammart geschieden sein.

In der Frage der Nichterblichkeit oder Erblichkeit läßt sich keine überwiegende Ansicht konstatieren; die einen wollen sowohl erbliche wie nichterbliche Abweichungen, andere nur nichterbliche und wieder andere nur erbliche als Aberrationen gelten lassen.

Die oben genannten Kriterien enthalten aber noch bedenklich viel Unklares durch Gebrauch solcher Worte wie deutlich, selten, unbedeutend. Es soll im folgenden versucht werden, ob und in wie weit sich diese Unklarheiten entfernen lassen.

Betrachten wir zunächst den ersten Punkt, das geographische Variieren. Da ergibt sich, daß wohl kein einziges Merkmal, sofern es überhaupt variiert, überall im Verbreitungsgebiet der Art gleich häufig ist. Denken wir an alle die Bildungen, die wir als typische Aberrationen bezeichnen, wie Melanismus, Albinismus, Scheckung, überzählige Zähne, überzählige Knochen: sie alle kommen in gewissen Regionen häufiger, in anderen seltener oder gar nicht vor. Geographische Variabilität kommt also allen variierenden Eigenschaften zu; sehr wechselnd ist aber das Maß der geographischen Variabilität, und auf dieses kommt es hier an. Um es genau bestimmen zu können, müssen wir natürlich versuchen, eine Maßeinheit zu gewinnen. Ich habe hierfür (REMANE 1927) den Differenzwert vorgeschlagen. Man erhält ihn einfach, indem man den höchsten und den niedrigsten prozentualen Häufigkeitswert feststellt, in dem ein Merkmal irgendwo im Verbreitungsareal der Art auftritt und die Differenz zwischen beiden berechnet. Hierfür einige Beispiele: die als Metopismus bezeichnete Persistenz der Stirnnaht ist bei dem schwarzweißen *Colobus* in Abessinien und im nördlichen Britisch-Ostafrika am häufigsten mit ca. 26 %, in anderen Gegenden fehlt sie vollkommen, somit ergibt sich für die persistierende Stirnnaht dieser *Colobus*-Art der Wert 26 — 0 = 26, rotbraune Fellfarbe tritt beim Baumschläfer (*Dyromys nitedula* PALLAS) in Südrußland bei nahezu allen Individuen auf, also in 100 %, in den Alpen fehlt sie ganz und wird durch grau ersetzt. Der Differenzwert beträgt also für rotbraune (und auch graue) Fellfarbe bei *Dyromys nitedula* 100. Albinismus tritt beim Leoparden sehr selten auf und beträgt wohl überall nur den Bruchteil eines Prozents, mithin ist auch sein Differenzwert nahezu 0 usw. Die Berechnung des „Differenzwertes“ erscheint auf den ersten Blick einfacher als sie es ist. Auf einem Acker bei Marutendorf (bei Kiel)

kommt auf einer viele hundert Quadratmeter großen Fläche eine blaßviolett blühende Varietät von *Anagallis arvensis* vor. Sie dominiert hier so stark, daß sie auf manchen Flächen allein vorhanden ist, in weiterer Entfernung von diesem Zentrum tritt sie aber immer seltener neben der normal rotblühenden Form auf, bis schließlich diese auf benachbartem Acker, wie gewöhnlich, die allein vorhandene Form ist. Will ich nun die Häufigkeit dieser blaßblühenden Varietät bestimmen, so erhalte ich je nach der Größe des in Betracht gezogenen Areals ganz verschiedene Werte: wähle ich zum Auszählen lediglich die erwähnte Ackerstrecke allein, so erhalte ich einen sehr hohen Häufigkeitswert, nahe an 100%; wähle ich dagegen die ganze Umgegend von Marutendorf, so sinkt der Häufigkeitswert auf höchstens 1% und wähle ich ganz Holstein, so dürfte er nur wenig über 0% liegen. Es ist klar, daß der Differenzwert dadurch ganz entsprechenden Schwankungen unterworfen wird. Wir müssen also versuchen, die Methode der Häufigkeitsbestimmung besser zu formulieren. Hierfür gibt es zwei Wege, die wenn auch keineswegs eine exakte, so doch eine brauchbare Grundlage abgeben. Zunächst darf das Areal nicht zu klein gewählt werden, es muß mindestens so groß sein, daß mehrere tausend Individuen der Art in ihm leben; zweitens kann dem erhaltenen Häufigkeitswert erst dann Gültigkeit zuerkannt werden, wenn benachbarte Areale ähnliche Werte zeigen. Diese Formulierungen sind alles andere als exakt und doch sind durch sie brauchbare Ergebnisse möglich. Mit denselben Schwierigkeiten hat ja jede Statistik, die eine regionale Verteilung irgend eines Wertes darstellen will, zu kämpfen; sei es die Darstellung der Bevölkerungsdichte eines Erdteils oder der Häufigkeitsverteilung einer Krankheit in einem Gebiet. Und wer wollte diesen Darstellungen ihren Wert absprechen, weil sich in ihrer Methodik eine kleine nicht zu vermeidende Lücke findet?

Um es noch einmal zusammenzufassen: es darf bei der Bestimmung der Häufigkeit etwa von Rothaarigkeit beim Menschen nicht als Ausgangsareal ein Dorf gewählt werden, sondern ein größerer Bezirk, etwa ein „Kreis" oder eine „Provinz" und dem erlangten Wert kann erst dann Gültigkeit beigemessen werden, wenn benachbarte Provinzen ähnliche Werte aufweisen.

Eine andere Methode der Feststellung der geographischen Variabilität läßt sich aus der Variationsbreite entfernter Populationen ableiten. Man wählt hierzu zwei möglichst verschiedene Populationen (d. h. verschieden in bezug auf den zu prüfenden Merkmalskomplex)

und prüft, wieviel Prozent der Gesamtzahl der untersuchten Individuen in dem gemeinsamen Variationsgebiet stehen. Hat z. B. eine untersuchte Population von 150 Individuen eine Variationsbreite der Schädellänge von 72—95 mm, die von ihr am meisten abweichende Population (untersucht gleichfalls 150 Individuen) eine solche von 91—107, und fallen in das gemeinsame Variationsgebiet 91—95 insgesamt fünfzig Individuen, so erhalte ich einen Wert von $50 \times 100 : (150 + 150) = 17$; betrugen bei einer anderen Art die Variationsbreiten der entferntesten Populationen 65—80 und 87—100, so erhalten wir gar kein gemeinsames Variationsgebiet, also einen Wert 0. Ich bezeichne dieses Maß als Konvergenzwert. Geringer Konvergenzwert bedeutet also „starke geographische Variabilität“, hoher Konvergenzwert „geringe geogr. Variabilität“.

Gegenüber dem Differenzwert hat der Konvergenzwert den Vorteil, daß er die subjektive Fassung des Begriffes „Merkmal“ weitgehend ausschaltet. Er läßt die Prüfung des Gesamtmerkmals „Schädellänge“ zu und nicht nur, wie der Differenzwert, ein bestimmtes Maß (etwa 65—70 usw.) der Schädellänge. Ferner dürfte der Konvergenzwert von der Arealgröße bei der Bestimmung der Population unabhängiger sein als der Differenzwert. Dafür ist er aber andererseits von dem doch schwankenden Maß der Variationsbreite abhängig und verwischt einzelne Feinheiten der geographischen Variabilität. So hat z. B. HÄCKER die Variabilität der Zahl der Radialstacheln des Radiolars *Tuscaretta tubulosa* aus dem Atlantischen Ozean und aus dem Benguelastrom angegeben. Die Variationsbreite beträgt in beiden Populationen 2—5, der Konvergenzwert demnach 100, also das niedrigste Maß der geographischen Variabilität. Berechne ich aber für das Merkmal Stachelzahl 3 den Differenzwert, so ergibt sich, da dieses Merkmal im Atlantischen Ozean in 52 %, im Benguelastrom in 40 % auftritt, immerhin ein Differenzwert von 12 [3]). Im allgemeinen wird sich für alternative und diskrete Varianten der Differenzwert, für fluktuierende der Konvergenzwert besser eignen. Die Unterschiede zwischen beiden sind so bedeutungslos, daß sie für die folgenden Erörterungen keine Rolle spielen. Ich spreche daher nur noch vom Differenzwert.

Welche Bedeutung besitzt nun der Differenzwert, dieses Maß der geographischen Variabilität, für die Begriffsbestimmung der Aberration-Exotypus? Haben wir für eine größere Anzahl Merkmale einer Art den Differenzwert ungefähr bestimmt und stellen die Häufigkeit der einzelnen Differenzwerte graphisch dar, dann erhalten wir — soweit

sich aus den bisherigen Angaben entnehmen läßt — etwa die in Abb. 1 dargestellte Kurve. Hierbei sind die verschiedenen Differenzwerte auf der Abzisse und die Zahl der Merkmale auf der Ordinate eingetragen. Diese Kurve zeigt auf das Klarste, daß Merkmale mit niedrigem und sehr hohem Differenzwert sehr häufig, Merkmale mit mittlerem Differenzwert selten sind. Dadurch erhält die Kurve zwei Gipfel, einen nahe 0 und den anderen bei hundert und ein Tal um 50 herum. Diese Tatsache gestattet erst, die Merkmale nach dem Grad der geographischen Variabilität in schwach und stark geogr. variierende zu

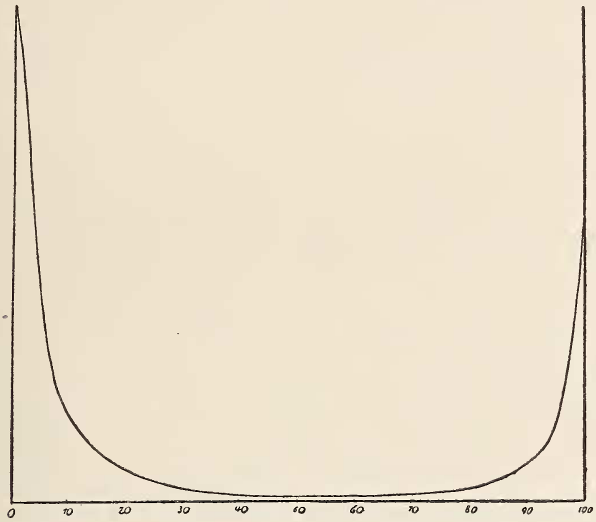


Abbildung 1. Häufigkeitskurve der Differenzwerte (auf der Abzisse eingetragen) einer Art. Die Ordinate bedeutet die Zahl der Merkmale. (Schema).

sondern, und sofort erkennt man, daß die geographischen Rassen[4]) durch einen hohen Differenzwert charakterisiert sind, da das wesentlichste Kriterium der geographischen Rasse: Vorherrschen in einem Gebiet, Fehlen in einem anderen, einen hohen Differenzwert bedingt. Die Aberrationen (Exotypen) besitzen in weitaus der Mehrzahl der Fälle einen niedrigen Differenzwert. Wie aber die Kurve auf Abb. 1 zeigt, sind die beiden Merkmalsgruppen mit niedrigem und mit hohem Differenzwert — wenigstens bei vielen Arten — nicht vollkommen scharf getrennt, sondern zeigen ein Übergangsgebiet. Wie soll nun in diesem die Grenzziehung zwischen beiden Gruppen, also in diesem Falle zwischen Aberration (Exotypus) und geographischer Rasse (Geo-

typus) erfolgen? Soll einfach der Differenzwert 50 als Grenze etabliert werden, unter 50 = Aberration (Exotypus), über 50 = geogr. Rasse? Dagegen erheben sich manche Bedenken; zunächst läßt sich rein technisch die Bestimmung des Differenzwertes nur bis zu einem gewissen Maße objektiv durchführen, es kann also bei manchen zweifelhaften Fällen je nach der Wahl der Arealgröße etwa ein Wert von 48 oder von 53 herauskommen, also bald eine Aberration, bald eine geographische Rasse[5]). Ferner ist bekannt, daß die Häufigkeit von Aberrationen in einzelnen Jahren oder in größeren Zeiträumen Schwankungen unterworfen ist (vergl. den Melanismus der Schmetterlinge), und so könnte es kommen, daß man eine Varietät in manchen Jahren als Aberration (Exotypus), in anderen als geographische Rasse klassifizieren müßte. Schließlich sind ja die meisten Aberrationen nicht auf eine Art beschränkt, sondern kommen in homologer Art und Weise bei zahlreichen Arten vor. (Melanismus, Albinismus, Scheckung, Metopismus etc.) Nun kommt es vor, daß zweifellos homologe Varietäten bei einer Art einen ganz niedrigen, bei einer anderen einen hohen Differenzwert aufweisen. So ist z. B. Metopismus bei dem schwarzweißen *Colobus* wie bei der Mehrzahl der Primaten überall selten, und besitzt einen sehr niedrigen Differenzwert. Bei dem nahen verwandten *Piliocolobus* aber ist Metopismus bei der Rasse *kirki* von Sansibar häufig (über 70 %), dagegen auf dem Festland selten (nur wenige Prozent), so daß der Differenzwert ca. 70 beträgt. Sollen wir hier den Metopismus bei *Colobus* als Aberration, bei *Piliocolobus* aber als geographisches Rassenmerkmal bezeichnen? Manche Autoren bejahen es, ja O. WETTSTEIN geht sogar so weit, ein und dieselbe Varietät bei ein und derselben Art einmal als geographische Rasse (sobald sie in einer Gegend eine geschlossene Population bildet), ein andermal aber als Aberration zu bezeichnen (sobald sie nur vereinzelt unter einer anderen Form lebt). Beispiel: *Lacerta fiumana imitans* auf der Insel Solta, *L. f. var. imitans* auf dem dalmatinischen Festland.

Das ist aber ein ganz künstliches Verfahren und das Resultat eben ein künstliches System der Kategorien und nicht das gesuchte natürliche, können ja dadurch vollkommen identische Individuen in verschiedene Unterkategorien der Art zu stehen kommen! Betrachten wir vielmehr die in Abb. 1 dargestellte Kurve genauer und stehen wir auf dem Standpunkt, daß die beiden Gipfel der Kurve, der rechte und der linke, zwei wesensverschiedenen Unterkategorien der Art entsprechen, so ist es wahrscheinlich, daß das Ineinanderübergehen der

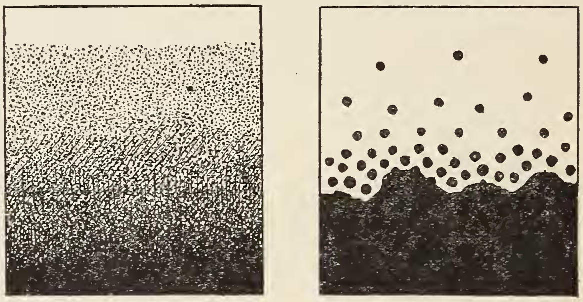
beiden Gipfel durch Überschneiden einer vom linken und einer vom rechten Gipfel ausgehenden Linie entstanden ist. Es wäre dann die eine zweigipfelige Kurve — wie es ja oft der Fall ist — durch Überschneidung zweier eingipfeliger Kurven entstanden. Nehmen wir dies an, so ist eine Grenzsetzung beim Differenzwert 50 ganz unnatürlich, wie es ja die vorhin angeführten Tatsachen auch zeigen. Demnach steht zu erwarten, daß es auch Merkmale gibt, die einen Differenzwert über 50 besitzen und doch ihrem Wesen nach zu dem linken Gipfel, in unserem Falle also zur Aberration gehören.

Um diese Fälle zu erkennen, müssen wir uns nach Hilfsmitteln in Gestalt von anderen durchschnittlichen Unterschieden zwischen Aberrationen und geographischen Rassen umsehen. Diese findet man leicht. Oben wurde ja schon erwähnt, daß homologe Aberrationen meist bei zahlreichen nahe verwandten Arten auftreten. Vergleicht man nun ein in seiner Beurteilung zweifelhaftes Merkmal mit dem homologen verwandter Arten, und findet, daß es bei diesen stets wie eine echte Aberration einen ganz niedrigen Differenzwert aufweist, so kann in dem zweifelhaften Falle die Entscheidung für Aberration getroffen werden.

Weiterhin hatte ich (1927) darauf hingewiesen, daß im Variabilitätsgebiet zwischen geographischen Rassen und Aberrationen manche Unterschiede bestehen. Während die geographischen Rassen sich im wesentlichen in quantitativ abgestuften Merkmalen voneinander unterscheiden, wie Größe, Intensität der Farbe, finden sich zwischen Aberration und Stammart oft auch qualitative Unterschiede z. B. überzählige Nähte, Zähne, Glieder, Fehlen einer ganzen Pigmentart usw.

Schließlich möchte ich noch auf ein Merkmal hinweisen, das Aberrationen, die in einem Gebiet zur Vorherrschaft gelangt sind, von einer geographischen Rasse meist scheidet. Die geographischen Rassen gehen bekanntlich — sofern nicht scharfe geographische Schranken der Gegenwart oder jüngsten Gegenwart scharfe Grenzen hervorrufen — ganz allmählich ineinander über. Es schaltet sich also z. B. zwischen das Areal einer hellen und einer dunklen Rasse ein Gebiet ein, dessen Populationen eine mittlere graue Farbe aufweisen. Bei Aberrationen ist der Übergang meist anders; hier finden sich keine Übergangspopulationen, sondern nur Mischpopulationen, in denen gemischt z. B. helle und dunkle Tiere auftreten. Soweit sich dieses durch eine Schwarzweißzeichnung darstellen läßt, gibt die Abb. 2

von diesen Verhältnissen eine schematische Darstellung. Es hängt dies z. T. mit Unterschieden im Vererbungsmodus zusammen, auf die ich hier aber nicht näher eingehen will.



a. b.

Abbildung 2. a) Übergangsareal zwischen zwei geographischen Rassen.
b) Übergangsareal zwischen einer in einer Gegend dominierenden Aberration und der Hauptform. Schema.

Alle die oben angeführten Unterschiede zwischen Aberration und geographischer Rasse sind, das betone ich ausdrücklich, nur durchschnittlich und nicht absolut. Wie sie aber zur Klärung zweifelhafter Fälle beitragen können, erläutere ich am besten wieder am Beispiel des Metopismus von *Piliocolobus kirki*. Das Maß der geographischen Variabilität ließ uns hier im Stich, gleichwohl kann er nunmehr als Aberrationsmerkmal bestimmt werden, 1. weil das homologe Merkmal bei verwandten Arten (allen Affen einschl. Mensch) stets einen ganz niedrigen Differenzwert aufweist, sich also wie eine echte Aberration verhält; 2. weil Metopismus einem Variabilitätskomplex angehört (überzählige Nähte), das sonst der geographischen Rasse fremd, für Aberrationen aber charakteristisch ist; 3. weil sich zwischen das Gebiet der größten Häufigkeit (Sansibar) des Metopismus und seinem vollständigen Fehlen (große Gebiete des afrikanischen Festlands) bei *Piliocolobus* nicht eine Übergangsregion mit Tieren, für die eine halb oder undeutlich offene Stirnnaht charakteristisch ist, einschaltet, sondern nur Mischgebiete, in denen metopische und normale Individuen nebeneinander auftreten.

Aber noch ist eine Schwierigkeit bei der Begriffsbestimmung der Aberration zu beseitigen. Messen wir z. B. bei einem Säugetier die Schädellänge und greifen das „Merkmal" Schädellänge 236 mm heraus, so werden wir finden, daß in keinem einzigen Gebiet alle Individuen

genau dieses Maß aufweisen, sondern stets nur ein bestimmter Bruchteil. Dasselbe wird man bei jeder meßbaren Eigenschaft finden, falls man nur die Maßeinheit genügend klein wählt. Da aber ein so eng umgrenztes Merkmal überall nur vereinzelt auftritt, hat es sicher einen geringen Differenzwert. Sollen wir deshalb das Merkmal Schädellänge 236 mm bei dem betreffenden Säugetier, oder etwa „Schädelindex 70,5 beim Menschen“ für eine Aberration erklären? Zweifellos nicht. Es ist also die Aberration nicht die einzige Unterkategorie der Art mit niedrigem Differenzwert.

Ich habe oben bei der Aufzeichnung der Charakteristik, die die meisten Autoren als wesentlich für den Begriff der Aberration empfanden, als dritten Punkt aufgeführt: „Die Aberration soll meist deutlich durch eine morphologische Lücke von der Stammart geschieden sein.“ Bei der Betrachtung irgendeines Merkmals einer Population ergibt es sich aber oft, daß sich die Varianten ziemlich regelmäßig um einen Mittelwert scharen und meist eine normale Variationskurve bilden. Man hat dies oft für einen Ausdruck einer erblichen Einheitlichkeit der Population aufgefaßt, aber zweifellos mit Unrecht. Es ist sicher, daß auch die „wilden“ Populationen aus einer großen Zahl erbungleicher Individuen, aus einer großen Anzahl von Biotypen zusammengesetzt sind. Und trotzdem bilden sie in zahlreichen Merkmalen eine normale Variationskurve; man betrachte nur die statischen Erhebungen über den Schädelindex oder über die Körpergröße einer Bevölkerung, Merkmale, bei denen sicher nicht von einer Erbgleichheit innerhalb der Bevölkerung die Rede sein kann. Wodurch derartige Variationskurven bedingt sind, ob wirklich durch die abschleifende Wirkung der Selektion an den extremen Varianten oder nicht, bleibe dahingestellt, Tatsache ist ihr so häufiges Auftreten auch bei „wilden“ Populationen. Aber es gibt Ausnahmefälle, sei es, daß neben der Hauptvariationskurve eine oder mehrere kleinere Nebenkurven stehen oder daß die Kurve selbst zwei- oder mehrgipfelig ist. Auf solche Gestaltungen der Variationskurven ist schon oft der Ausdruck diskontinuierliche Variabilität angewandt worden, und in diesem Sinne kann „diskontinuierliche Variabilität“ als Kriterium der Aberration verwandt werden, denn die Nebengipfel oder -kurven werden gerade von den Aberrationen oder Exotypen gebildet. — Natürlich wird man es in vielen Fällen nicht nötig haben, ausgedehnte statistische Untersuchungen anzustellen, sondern ein flüchtiger Überblick über die Population wird schon viele Aberrationen (Exotypen) er-

kennen lassen. Wenn wir eine Hasenpopulation einer Gegend betrachten, so werden wir eine gewisse Variabilität der normalen Farbe nach der dunkleren und helleren Seite erkennen, ohne weiteres wird aber klar werden, daß melanistische und albinistische Hasen außerhalb dieser „Norm“ stehen und bei einer Kurvenzeichnung der Fellfarben Nebenkurven bilden würden.

Natürlich gibt es auch bei der Feststellung der Zweigipfeligkeit der Kurven manche technische Schwierigkeiten; so kann bei sehr naheliegenden Gipfeln je nach der Größe des angewandten Maßes bald eine eingipfelige, bald eine zweigipfelige Kurve herauskommen, usw.; aber derartige Grenzfälle spielen offenbar eine untergeordnete Rolle, da für die meisten Aberrationen eine weite Trennung von der Hauptform charakteristisch ist. Daß für den Vergleich nur einheitliches Material verwandt wird und nicht eine durch Geschlechtsdimorphismus oder verschiedene Altersstadien hervorgerufene Zwei- oder Mehrgipfeligkeit der Variationskurve zur Bestimmung der Aberration benutzt wird, ist ja für jeden Systematiker selbstverständlich.

Die Bezeichnung Aberration wird dabei in der Regel auf den Nebengipfel oder auf die kleinere Kurve angewandt. Das kann in manchen Fällen zu Schwierigkeiten führen. Bekanntlich kommt es vor, daß in gewissen Gegenden oder bei manchen Arten die Aberration überwiegt, also den Hauptgipfel der Kurve bildet. Soll dann die Bezeichnung gewechselt werden und das in den anderen Gegenden als Aberration bezeichnete Merkmal nunmehr als Hauptform deklariert werden und die sonstige Hauptform als Aberration? Sicher nicht. Doch möchte ich auf die Möglichkeiten, diese ziemlich nebensächliche Schwierigkeit zu beheben, hier nicht eingehen.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß sich die Aberration (Exotypus) durch das Maß der geographischen Variabilität (niedriger Differenzwert) und durch die Abgliederung von der Hauptform in Gestalt eines Nebengipfels oder einer Nebenkurve bei statistischer Darstellung der Häufigkeit der einzelnen Merkmale innerhalb einer Population bis auf wenige Grenzfälle bestimmen läßt. Diese Grenzfälle können durch weitere durchschnittliche Unterschiede zwischen Aberration und geographischer Rasse und durch den Vergleich desselben homologen Merkmals bei verschiedenen Arten in ihrer Zugehörigkeit bestimmt werden.

Nunmehr muß aber die Frage erörtert werden, ob Erblichkeit oder Nichterblichkeit in die Kriterien aufgenommen werden darf. Meiner Meinung nach muß die Entscheidung unbedingt für „Erblichkeit“

fallen. Eine Berücksichtigung der nichterblich bedingten Unterschiede würde dem Wesen der Systematik widersprechen, denn diese soll die Lebewesen ausgehend von den Individuen gruppieren. Nicht erblich bedingte Unterschiede beruhen aber, auch wenn sie auf verschiedene Individuen oder gar Populationen verteilt erscheinen, nicht auf Verschiedenheiten der Individuen selbst, sondern nur auf Verschiedenheiten der Außenfaktoren, die sich in den Individuen widerspiegeln. Prinzipiell kann jedes Individuum die verschiedenen Merkmale erhalten oder als Zustand durchlaufen. Lassen wir derartige „Zustände" zur Begründung systematischer Kategorien zu, was hindert uns dann, die verschiedenen Altersstadien ein und desselben Individuums als systematische Kategorie zu betrachten?

Im gewöhnlichen Sprachgebrauch wird aber der Begriff „Aberration" auch mit nichterblichen Unterschieden meist eng verknüpft, wird doch häufig der Ausdruck „künstlich erzeugte Temperatur-Aberrationen" für die durch Hitze- oder Kälteeinwirkung erzeugten Abweichungen an Schmetterlingen gebraucht, und auch RENSCH kennt eine Gruppe der nichterblichen Aberrationen. Ich habe deshalb, um diesen wesentlichen Unterschied der hier behandelten Kategorie von der gewöhnlichen Fassung der Aberration zu betonen, den Namen Exotypus für erbliche Aberrationen eingesetzt. Der Name ist in Angleichung an das Wort Oekotypus, das TURESSON für die ökologische Rasse geschaffen hat, gebildet, die geographische Rasse müßte dann Geotypus heißen.

Ob sich diese Namen einbürgern werden, muß die Zukunft entscheiden. Es darf aber nicht die Forderung der „Erblichkeit"[6]) an die Merkmale einer systematischen Kategorie gestellt werden, ohne gleichzeitig die Möglichkeiten abzuwägen, die dem Systematiker zur Begründung der Erblichkeit oder Nichterblichkeit zur Verfügung stehen.

An erster und wichtigster Stelle steht natürlich das Experiment. Aber dieses steht dem Säugetiersystematiker nur in so beschränktem Maße zur Verfügung, daß es praktisch vorläufig eine untergeordnete Rolle spielt. Immerhin sei darauf hingewiesen, daß die Zuchten in Zoologischen Gärten (schwarze Panther usw.) wertvolles Material liefern können. Zwar wird es meist nicht zur Klärung des Erbganges und der Zahl der beteiligten Faktoren ausreichen (und das interessiert ja den Systematiker weniger), aber zur Lösung der Frage nach der Erblichkeit an und für sich genügt es. Wo bisher das Experiment

bei Säugetieren angewandt werden konnte, hat es Erblichkeit der Aberrationen der Systematiker feststellen können.

Als zweites Mittel kann die Beobachtung der Jungen eines Wurfes herangezogen werden. Treten hier Aberration und Normalform in einem Wurf öfters gleichzeitig auf, so kann, wenn auch nicht mit unbedingter Sicherheit, so doch mit über 90 % Wahrscheinlichkeit auf Erbbedingtheit der Aberration geschlossen werden. Je jünger die Tiere, desto größer die Wahrscheinlichkeit, da dann die Möglichkeit, Außenfaktoren als Verursacher der Unterschiede heranzuziehen, immer geringer wird.

Drittens kann allein schon die Verteilung der Merkmale innerhalb der Population manchen Aufschluß bringen. Ergibt sich dabei eine zweigipfelige oder mehrgipfelige Kurve, so ist die Beteiligung mehrerer erblich unterschiedener Formen wahrscheinlich. Und die Bildung von Nebengipfeln oder -kurven ist ja, wie wir gesehen haben, für das Wesen der Aberration charakteristisch. Voraussetzung ist natürlich auch hier, daß nur einheitliches Material untersucht wird, und nicht durch verschiedene Altersstadien, ökologische Rassen oder Material aus verschiedener Jahreszeit eine Zweigipfeligkeit der Kurve gebildet ist, die mit der der Aberration nichts zu tun hat. Aber auch dann ist der Schluß auf Erblichkeit der Aberration noch nicht sicher, denn es gibt zweifellos Fälle, in denen trotz erblicher Einheitlichkeit eine Population zwei- oder mehrgipfelige Kurven bildet. Die normale Variationskurve bei einer erblich einheitlichen Population wird ja bekanntlich dadurch hervorgerufen, daß zahlreiche Faktoren auf die Individuen abändernd einwirken, wobei sich die in positiver oder negativer Richtung (vom Mittelwert aus) wirkenden Faktoren die Wage halten und diese sich in ihrer Wirkung nach den Zufallsgesetzen kombinieren. Sind positiv und negativ wirkende Außenfaktoren ungleich häufig, entstehen schiefe Kurven; wird das Merkmal in seiner Gestaltung nur von einem oder einigen Außenfaktoren beeinflußt, so können leicht zwei- oder mehrgipfelige Kurven, unregelmäßige und selbst getrennte Kurven trotz erblicher Einheitlichkeit des Materials entstehen. Dafür einige Beispiele: Ein krustenbildendes, festsitzendes Lebewesen, etwa *Plumatella* oder ein Süßwasserschwamm, wird in einer schilfbestandenen, steinigen Uferzone eines Sees in zwei ganz verschiedenartigen Wuchsformen auftreten, einer breiten, plattenartigen und einer spindel- oder röhrenförmigen. Eine statistische Aufnahme würde hier zwei ganz getrennte Kurven ergeben. Die Ursache

davon ist jedoch die Abhängigkeit der Wuchsform von einem Hauptfaktor, der Unterlage, und da dieser in zwei ganz verschiedenen Formen, flache Oberfläche der Steine und röhrenförmige der Schilfstengel, auftritt, muß die Wuchsform entsprechend zweigestaltet sein. In gleicher Weise können ja bekanntlich durch Infektionskrankheiten und Parasiten, die nur einen Teil der Population befallen, „Dimorphismen“ usw. hervorgerufen werden. Auch BLAKESLEE fand ja bei *Datura* eine „graft infectious disease resembling a mutation“.

Aber auch im Tier selbst können Faktoren liegen, die eine einheitliche Kurve einer erblich einheitlichen Population verhindern. Es handelt sich um Erbfaktoren, deren Reaktionsnorm nur einige ganz bestimmte Phaenotypen zuläßt oder bevorzugt, also Faktoren, die einer Art „alles oder nichts-Gesetz“ gehorchen. Hierher gehören die „umschlagenden Sippen“ von DE VRIES. Bei *Dipsacus silvestris* treten zwei ganz verschiedene und geschiedene Wuchsformen auf: normale und zwangsgedrehte. Ihr Auftreten wird durch die Ernährungsbedingungen bestimmt, eine gewisse „Zone“ der Ernährungsbedingungen ruft normalen Wuchs hervor, bei Überschreiten desselben tritt sofort in voller Ausprägung die zwangsgedrehte Wuchsform auf. Ähnlich scheinen die Verhältnisse bei dem berühmten Fall der Zweigipfeligkeit beim Ohrwurm (Zangenform) zu liegen. Auch hier ist sie nach den neuesten Untersuchungen von HUXLEY und DJAKOWOW nicht durch erbliche Verschiedenheiten innerhalb der Population hervorgerufen.

Aber betrachtet man diese Fälle zahlenmäßig, so ergibt sich, daß sie mit Ausnahme der durch Infektionen bedingten überaus selten sind gegenüber solchen Fällen, in denen Zweigipfeligkeit der Kurve auf erblich verschiedene Rassen zurückgeführt werden konnte. Der Säugetiersystematiker ist nun noch insofern gut gestellt, als die Infektionskrankheiten und ihre Veränderungen des Körpers bei Säugetieren am besten bekannt sind, und wohl nie ist eine Art oder Rasse auf derartige Abänderungen begründet worden. Ziehen wir das Fazit, so ergibt sich, daß die Wahrscheinlichkeit, eine Aberration sei erblich bedingt, von vornherein unvergleichlich viel größer ist als das Gegenteil.

Umgekehrt dürfen wir uns keinen Illusionen hingeben über das, was man aus der Verteilung eines Merkmals auf die Art der Erblichkeit desselben schließen kann. Es ist so gut wie nichts. Oft wird bei Häufigkeit eines Merkmals auf Dominanz, bei Seltenheit auf Rezessivität geschlossen. Findet man zwei Merkmale in einer Population

im Häufigkeitsverhältnis 3:1, so wird auf einfache Mendelspaltung geschlossen usw. Das alles ist aber vollkommen unzulässig, „Konstanz des Spaltungsverhältnisses einer Population von F^2 an bei beliebiger Vermischung“ kommt nur für Populationen in Frage, die von einer gleichen Zahl homozygoter Individuen beider Rassen ausgehen und keinerlei weitere Einkreuzung erfahren haben. Eine derartige Population dürfte aber in der freien Natur kaum zu finden sein und Häufigkeitsverhältnisse von Merkmalen, die mit bestimmten Mendelspaltungszahlen übereinstimmen, sind bedeutungslose Zufälligkeiten. Selbst die Bezeichnung einer zwischen extremer Aberration und Hauptform stehenden Varietät als heterozygote Form bleibt stets gewagt. Aber diese Seite der Erblichkeitsforschung ist ja für den Systematiker weniger wichtig; wichtig ist vor allem, ob Erblichkeit vorliegt oder nicht, und das ist bei einer Aberration (Exotypus) sehr wahrscheinlich. Es kann also eine Varietät auch ohne vorheriges Vererbungs-Experiment in diese Kategorie eingereiht werden, wenngleich das Experiment sehr wünschenswert erscheint.

Der Begriff der Aberration (Exotypus) beruht also nicht auf einem einheitlichen Prinzip, sondern ist durch Kombination mehrerer Einteilungsprinzipien, einem geographisch-ökologischen und einem rein morphologischen, gebildet. Aber das gleiche gilt auch von dem Artbegriff und anderen Kategorien, da ja die Systematik nicht vom Prinzip, sondern von den Tatsachen und der Praxis ausging. Als Kategorie wurden zunächst praktisch brauchbare Zusammenfassungen festgesetzt, die Frage ihrer exakten Definition wurde meist erst nach ihrer Aufstellung erhoben.

Literatur.

BLAKESLEE, A. F. — A Graft-Infectious Disease of *Datura* resembling a Vegetative Mutation. — Journal of Genetics 9. 1922.

DJAKONOW, D. M. — Experimental and Biometrical Investigations on Dimorphic Variability of Forficula. — Journ. of Genetics **15**. 1925.

ELLIOT, D. G. — A Review of Primates. **3**.

FEDERLEY, H. — Die Bedeutung der polymeren Faktoren für die Zeichnung der Lepidopteren. — Hereditas **1**, 1920.

HÄCKER, V. — Allgemeine Vererbungslehre. 3. Aufl. 1921.

HUXLEY, J. S. — Discontinuous Variation and Heterogony in Forficula. — Journ. of Genetics **17**, 1927.

KLEINSCHMIDT, O. — Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle a. S. 1926.

REMANE, A. — Art und Rasse. — Verhandl. d. Gesellsch. f. Physische Anthropologie **2**, 1927.

RENSCH, B. — Die Farbaberrationen der Vögel. — Journ. f. Ornithologie. **73**, 1925.

SEMENOV-TIAN-SHANSKY. — Die taxonomischen Grenzen der Art und ihre Unterabteilungen. Versuch einer genauen Definition der untersten systematischen Kategorien. Berlin 1920.
STRESEMANN, E. — Mutationsstudien an Vögeln. I—XXIV. — Journ. Ornithologie 71—73 und Ornithol.-Monatsberichte 31—34, 1923—1926.
WETTSTEIN, O. — Zur Systematik der adriatischen Insel-Eidechsen. — Anhang zu P. KAMMERER, Der Artenwandel auf Inseln. Leipzig und Wien. 1926.

Anmerkungen.

1) KLEINSCHMIDT schreibt hier in merkwürdiger Umkehrung der Sachlage: „Hier muß zunächst die Formenkreislehre einen fürchterlichen Begriffswirrwarr klären. Man hat vielfach Albinismen und Melanismen, sowie andere Pigmentierungsstörungen als Spielarten bezeichnet, aber sehr mit Unrecht, denn diese Erscheinungen sind abnorm, somit krankhaft. Das Fehlerhafte interessiert uns hier nicht." Gerade durch die Einführung oder Wiedereinführung objektiv kaum aßbarer Begriffe wie abnorm, fehlerhaft, krankhaft in die Systematik wird der Begriffswirrwarr gefördert.

2) Die Bezeichnung Mutation wird ganz mit Unrecht in der Systematik gebraucht und muß aus ihr verschwinden. Mutation bezeichnet eine Erbänderung, also einen Vorgang, die Kategorien der Systematiker einen Zustand. Der Vererbungsforscher mag diesen Ausdruck auf die Folgen der Mutation, nämlich die mutierten Individuen übertragen, der Systematiker aber darf diesen Ausdruck nicht verwenden, denn 1. wissen wir über einen stattgehabten Mutationsvorgang meist nichts, sondern vermuten ihn nur, 2. muß dann letzten Endes jeder erbliche Unterschied innerhalb der Art, auch die geographische Rasse, eine Mutation sein, denn durch Erbänderung muß auch sie entstanden sein.

3) Diese Berechnungen gelten natürlich nur unter der Voraussetzung, daß die betreffenden Populationen die in der Radialstachelzahl am meisten divergierenden der Art sind.

4) Und gleichzeitig die oekologischen Rassen. Da diese kaum bei Säugetieren existieren, sind sie in folgendem nicht mehr erwähnt.

5) Ob man dieser Frage Bedeutung beimißt oder nicht, hängt von der Auffassung des einzelnen über die gegenseitigen Beziehungen von Aberration und geographischer Rasse ab. Sieht man in den Aberrationen Vorstadien der geogr. Rasse und nimmt an, daß jede geogr. Rasse zuerst in Einzelindividuen innerhalb der Population aufgetreten ist, um allmählich zur herrschenden Form zu werden, so besteht kein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Kategorien, und das Auftreten von Übergangsformen ist selbstverständlich. Steht man aber auf dem entgegengesetzten Standpunkt — und das tut wohl weitaus die Mehrzahl der Systematiker — und sieht in den Aberrationen durch Unregelmäßigkeiten der Chromosomen- und Genverteilung entstandene Abweichungen analog den Groß-Mutationen der Vererbungsforscher, in den geographischen Rassen aber durch gleichzeitige Veränderung ganzer Populationen entstandene Varietäten, so ist ein Suchen nach schärferer Unterscheidung beider Kategorien nicht nur erwünscht, sondern erforderlich.

6) Man verzeihe diese etwas unkorrekte aber kurze Ausdrucksweise. Natürlich ist jedes Merkmal sowohl durch Erblichkeit wie durch Umwelt bedingt. Hier handelt es sich darum, ob den körperlichen Unterschieden zwischen Aberration und Hauptform auch Unterschiede in der Erbmasse entsprechen. Ist dies der Fall, so spreche ich von einer erblichen Aberration.